西北南中国海棘冠海星(*Acanthaster planci*)的群体□传学分析

夏利栋[1, 2, 3]，那广水[1, 2, 3]，王沛政[1, 2, 3*]，

1. 海南热带海洋学院崖州湾创新研究院，海南 三亚 572022；
2. 海南省近岸海洋生态环境过程与碳汇重点实验室，海南 三亚 572022；
3. 海南热带海洋学院生态环境学院，海南 三亚 572022；

摘要：本研究以西北南中国海部分岛礁的棘冠海星地理群体为研究对象，基于两种分子标记（线粒体 COI 基因序列和线粒体控制区 CoReg 序列），初步研究了西北南中国海部分岛礁之间棘冠海星的遗传结构和遗传多样性，并对其格局成因进行了探讨。对 6 个地理群体（东岛-DD，鹿回头-LHT，浪花礁-LH，华光礁-HG，玉琢礁-YZ，银屿-YY）共 81 个个体 DNA 序列进行特异性扩增，得到了 81 条长度为 622bp 的 COI 基因序列片段和 81 条长度为 583bp 的 CoReg 序列片段。对两种线粒体序列标记的分析表明，棘冠海星地理群体内存在差异的多样性(COI:h:0.286-0.824, π：0.00119-0.00272, k:0.743-1.692; CoReg:h:0.286-0.846, π：0.00686-0.01457, k:4-13.79)，CoReg 序列片段展示出更高的多样性，地理群体 DD 均表现出最高的多样性，地理群体间存在一定的遗传结构(COI: F_{ST}:-0.00394-0.40513; CoReg: F_{ST}: 0.11198-0.78571)。单倍型网络关系图和 STRUCTURE 曲线图显示西北南中国海的棘冠海星群体可能分为两个遗传谱系，AMOVA 分析结果支持西北南中国海棘冠海星地理群体间存在较高水平的遗传交流。Migration 预测了一条自西沙群岛的地理群体 LH、地理群体 YZ，向西北方向经地理群体 YY 流向地理群体 LHT 的基因流动路线。认为南中国海表层洋流为棘冠海星浮浪幼虫在地理群体间的扩散提供动力，进一步构建了西北南中国海棘冠海星基因流模式。

关键词：南中国海，棘冠海星，分子标记，基因流

收稿日期：XXX；　修订日期：XXX.XXX 编辑

基金项目：海南热带海洋学院崖州湾创新研究院项目资助(2022CYXYKFKT12)；

作者简介：夏利栋(2001—)，男，山东省聊城市人，大学本科，从事海洋生物遗传多样性研究。email: 1425982045@qq.com

通信作者：王沛政。email: email: condywpz@126.com

致谢：感谢海南热带海洋学院水产与生命学院 ASEM Alireza 博士在软件分析和可视绘图方面提供的帮助；感谢三沙航迹珊瑚礁保护研究所有限公司的袁运裕老师、马洪林老师在棘冠海星采集方面提供的帮助。

Received date: XXX; **Revised date:** XXX. Editor: XXX

Foundation item: The Project of Yazhou Bay Innovation Institute of Hainan Tropical Ocean University(2022CYXYKFKT12)

Corresponding author: Wang Peizheng. email: email: condywpz@126.com

Acknowledgements: The help of Dr. ASEM Alireza (Hainan Tropical Ocean University, China) in Software analysis and visual plotting is greatly acknowledged. The help of Mr. Yuan Yun-Yu and Mr. Ma Hong-Lin (Sansha Coral Reef Protection Research Institute Co., Ltd., China) in Bio-sampling is greatly acknowledged. The help of Dr. XXX in English is greatly acknowledged.

Genetic variation and population demographic analysis of Acanthaster planci in the northwest South China Sea

Xia Li-Dong[1, 2, 3], Na Guang-Shui[1, 2, 3], Wang Pei-Zheng[1, 2, 3*]

1. Yazhou Bay Innovation Research Institute, Hainan Institute of Tropical Oceanography, Sanya 572022, Hainan, China;
2. Hainan Provincial Key Laboratory of Marine Ecological Environment Processes and Carbon Sequestration, Sanya 572022, Hainan, China;
3. Hainan Tropical Ocean University, College of Ecology and Environment, Sanya 572022, Hainan, China;

Abstract: We used COI marker and mitochondrial control region (CoReg) marker to determine genetic structure and genetic diversity of Crown-of-thorns starfish (*Acanthaster planci*) (Asteroidea, Spinulosa) in the northwest South China Sea, the geographical population of *A. planci* among six locations: including Bombay Reef - LH, Discovery Reef - HG, Vuladdore Reef - YZ, Observation Bank - YY, Luhuitou Peninsula - LHT, Lincoin Island – DD, were preliminarily studied, and the causes are discussed. We amplified the DNA sequences of 81 individuals from six populations, 81 COI sequences with a length of 622bp and 81 CoReg sequences with a length of 583bp were obtained. The analysis of two mitochondrial markers showed that there is a diversity of differences within the geographic population (COI: h: 0.286-0.824, π: 0.00119-0.00272, k: 0.743-1.692; CoReg: h: 0.286-0.846, π: 0.00686-0.01457, k: 4-13.79), CoReg sequence fragments show higher diversity, geographic population DD shows the highest diversity, there is a certain genetic structure between geographic populations (COI: F_{ST}: -0.00394-0.40513; CoReg: F_{ST}: 0.11198-0.78571). The haplotype network diagram and STRUCTURE analysis show that the geographic populations of *A. planci* in the Northwest South China Sea may be divided into two genetic lineages, with the results of AMOVA analysis support a high level of genetic communication among the geographic populations of *A. planci* in the northwest South China Sea. Migration is used to predict a gene flow route from geographic population LH and YZ in the Xisha Islands to geographic population LHT through geographic population YY in the northwest direction. The surface currents in the South China Sea provids impetus for the inter-population dispersal of *A. planci* larvae, which further construct the gene flow model of *A. planci* in the northwest South China Sea.
Key words: South China Sea *Acanthaster planci*; Mitochondrial Markers; Genetic Structure

棘冠海星是热带珊瑚礁生态系统的主要生物威胁(PRATCHETT et al, 2009)，西北太平洋珊瑚礁近 50 年受棘冠海星影响强烈(TUSSO et al, 2015)，2020 年的棘冠海星爆发使南中国海珊瑚礁覆盖度显著减少(姚秋翠 等, 2023; TKACHENKO et al, 2022)。棘冠海星可以通过无性繁殖进行时间上相对独立的种群扩张(UTHICKE et al, 2021)，也会因为栖息地的营养物质供给、气候环境和生态条件发生种群数目的短期变化(TIMMERS et al, 2012)。太平洋水体的高□通状态使棘冠海星种群在长距离迁移之后仍然能够维持较低的分化状况(VOGLER et al, 2013; BENZIE, 1999; NASH et al, 1988; BENZIE et al, 1992)。了解棘冠海星种群扩散的模式及其限制是了解推动局部棘冠海星爆发过程的内外因素的关键(VOGLER et al, 2013)，这种生物类群的扩散模式和补充模式，对基于珊瑚礁生态系统的管理有重要意义(TIMMERS et al, 2011)。

线粒体 DNA(Mitochondrial DNA)序列是研究群体遗传学的重要工具，用于评估系统发育关系的重要的生物标记之一(GUPTA et al, 2013)，在棘冠海星群体遗传学和系统发育上得到了广泛应用。大洋尺度内，基于线粒体 DNA 序列的太平洋海域和印度洋海域之间的大的遗传间隔已被报道(VOGLER et al, 2008)，非洲东南部海域(GÉRARD et al, 2008)、太平洋西北部海域、西太平洋帕劳群岛、北太平洋中部、大堡礁、斐济群岛和法属波利尼西亚的棘冠海星地理种群之间也存在很大的遗传差异(UTHICKE et al, 2015; YASUDA et al, 2009)。研究表明，太平洋、印度洋和大堡礁海区的海流在棘冠海星浮浪幼虫的分散过程中起到重要作用 (YASUDA et al, 2009)。Timmers 等(2011)(TIMMERS et al, 2011) 观察到基于线粒体基因组控制区序列约翰斯顿环礁的棘冠海星遗传特征区别于其他岛礁；Timmers 等(2012)(TIMMERS et al, 2012)报道基于线粒体基因组控制区序列研究表明太平洋中部的群岛内部间拥有相较于群岛间更多的基因交流。Tusso 等也发现太平洋低纬度棘冠海星地理群体间的基因流和地理分布不一致的现象，部分地区流畅交流（如关岛海域），而部分地区相对阻隔（如约翰斯顿环礁海域）(TUSSO et

al, 2016)。Vogler 等(2013)(VOGLER et al, 2013)基于线粒体基因控制区域将棘冠海星划分为西太平洋支系、东太平洋支系、中央支系和约翰斯顿环礁支系。

先前对棘冠海星群落结构的研究较多在开放海域进行(KAYAL et al, 2012; YASUDA et al, 2009, 2015; VOGLER et al, 2012)，强烈发育的洋流环境会降低浮浪幼虫的扩散成本。较为封闭的边缘海内部的棘冠海星遗传分化和基因交流的过程和海流环境的关系尚不算明确。Chen 等在 2021 年基于 COI 序列发现南中国海浪花礁(Bombay Reef)、盘石屿(Passu Keah, PS)、晋卿岛(Drummod Island, JQ)、珊瑚岛(Pattle Island, SH)和南沙群岛的信义礁(First Thomas Shoal, XY)间存在较大基因联通，存在清晰的种群扩张、遗传分化和浮浪幼虫扩散的迹象(CHEN et al, 2021)。南中国海作为太平洋西部边缘海，拥有相对独立的海流系统和生物资源(HUANG et al, 2018)，海南岛周围海域珊瑚资源丰富，有丰度较高的棘冠海星偏好的 *Acropora* 属和 *Pocillopora* 属珊瑚(WU et al, 2019; 李长青 等, 2023)，能提供适宜的食物环境容纳棘冠海星浮浪幼虫沉降。先前研究中未有海南岛周围海域棘冠海星遗传多样性的报道，海南岛周边棘冠海星的基因流动情况仍不明确。本研究拟以西北南中国海区域内棘冠海星为研究对象，阐述了该地区棘冠海星种群的多样性，对可能存在的棘冠海星种群扩张进行预测，为更好地选择区域内珊瑚礁生态系统的保护策略提供参考依据。

1. 材料与方法

1.1　实验材料

海南岛周围海域鹿回头（LHT，7 个）的棘冠海星样品于 2022 年 5 月采集。西沙群岛华光礁（HG，14 个）、浪花礁（LH，15 个）、玉琢礁（YZ，15 个）和银屿（YY，16 个）等区域的棘冠海星样品于 2022 年 6 月采集；东岛（DD，14 个）的棘冠海星样品于 2022 年 8 月采集。采样位置见图 3-1，参考采样地点坐标信息见附表 1。采集到的样品于-20 ℃的冰箱中冷冻保存，或 95%的酒精中保存（地理群体 DD）。

图3-1 棘冠海星在南中国海的采样地点

本图基于审图号为 GS(2020)4632 号的标准地图制作，以 Ocean Data View 添加坐标及海洋信息(SCHLITZER, 2015)，下同。

Fig 3-1 Sampling locations of in *Acanthaster planci* in the northwest South China Sea

1.2 基因组DNA 提取和 PCR 扩增

使用无菌手术刀自棘冠海星口部周围取瓣膜，使用擎科生物动物基因组 DNA 提取试剂盒，依照说明书提取棘冠海星基因组 DNA，并置其于-20 ℃的冰箱保存。

参考 Vogler 等人(2008)(VOGLER et al, 2008)和 Vogler 等人(2012)(VOGLER et al, 2012)的 COI 和 CoReg 引物（表 1）。以 2 μL 的棘冠海星模板 DNA（浓度为 1ng），各 1 μL 的上下引物（浓度为 10μM），12 μL 擎科生物的 Super PCR Mix(Basic)，配制 16μL 的 PCR 反应体系。PCR 扩增程序：94 ℃2min;94 ℃20s; 59 ℃45 s; 72 ℃1min， 35 个循环； 72 ℃10min。扩增后使用琼脂糖凝胶电泳系统检测扩增效果和分子量，具有较好扩增效果的 PCR 产物送至擎科生物做正向测序，其中 CoReg 产物的测序方式参考 Vogler 等(VOGLER et al, 2012, 2013)。对于出现多峰、套峰的样品使用反向引物做确认测序，并将修正后的测序结果上传至 Genbank（COI 序列的 Genbank 登录号：OQ734650-OQ734730，CoReg 序列的 Genbank 登录号：OQ734494-OQ734579）。

表 1 COI 基因片段和控制区 CoReg 序列片段 PCR 扩增引物信息

引物名称	引物序列 (5'-3')
COI_F4734	GCCTGAGCAGGAATGGTTGGAAC
COI_R5433	CGTGGGATATCATTCCAAATCCTGG
CoReg_F	CAAAAGCTGACGGGTAAGCAA
CoReg_R	TAAGGAAGTTTGCGACCTCGAT

Tab. 1 Primer information used for PCR amplification of COI and CoReg sequence.

1.3 遗传多样性和群体迁移分析

本研究使用 DnaSP v.6.12(ROZAS et al, 2017)统计各地理群体的地理群体个体数(Number of Samples, N)，观测单倍型数(the Number of Haplotypes, H)，单倍型多样度(Haplotype Diversity, h)，核苷酸多样度(Nucleotide Diversity, π)，平均核苷酸两两差异数(mean Number of Pairwise Differences, k)，参考 Chen 等人(CHEN et al, 2021)计算有效单倍型数(the Number of Effective Haplotypes, EH)。使用 DnaSP v.6.12 统计个体的 COI 和 CoReg 序列的单核苷酸多态性(Single Nucleotide Polymorphism)。

参考 Toparslan 等人(TOPARSLAN et al, 2020)，以 Median-Joining 法绘制单倍型网络图。使用 Arlequin v 3.5 计算 Fu's *Fs*(FU, 1997)和 Tajimas's *D*(TAJIMA, 1989)研究棘冠海星地理群体内的群体历史特征及种群扩张的特征。以 Tamura-Nei 模型计算棘冠海星地理群体两两间的 F_{ST} 值(Pairwise Molecular F-statistic)，作遗传分化系数做血缘同源分析(Identity By Descent, IBD)(BOHONAK, 2002)以研究海星群体间 F_{ST} 值和地理距离的回归关系并预测南中国海海域棘冠海星的距离遗传关系。使用 STRUCTURE v.2.3(PUBLISHING, 2005)基于个体的单核苷酸多态性为依据对地理群体进行分组。

结合 COI 和 CoReg 序列的单核苷酸多态性地理群体分组的结果，使用 Arlequin v 3.5 进行分子方差分析(Analysis of Molecular Variance, AMOVA)(EXCOFFIER et al, 1992)，探究组群间(Among Groups)、组内群体间(Among Populations with Groups)和群体内(Within Populations)

的遗传差异来源。

棘冠海星作为二倍体生物(BUZNIKOV et al, 1987)，在假设迁移随机的情况下(LAXTON, 1974)，构建基于 COI 序列的各地理群体的模拟基因池(WHITLOCK et al, 1999)，使用 MIGRATE 软件(BEERLI et al, 2010)计算每代迁移的有效个体 Nm 来推测西北南中国海棘冠海星地理群体的迁移方向。

2. 结果

2.1 棘冠海星 COI 基因遗传多样性分析

经序列清洗和比对得到 81 个棘冠海星个体，长度为 622bp 的 COI 基因序列片段，6 个地理群体棘冠海星的遗传多样性结果见表 2。实验棘冠海星具有 15 个多态位点，不同地理群体的 COI 序列表现出了差异显著的单倍型多样性。其单倍型多样度(h)数值在 0.286(0.03856)和 0.824(0.00436)之间，其中地理群体 DD 表现出了最高的单倍型多样度为 0.824(0.00436)。地理群体 LHT 的单倍型多样度最低，所有地理群体有效单倍型数(EH)和观察单倍型基本一致。核苷酸多样度(π)介于 0.00119 和 0.00272 之间，平均核苷酸两两差异数(k)介于 0.743 和 1.69231 之间，最高表现均在地理群体 DD 中，最低均表现在地理群体 LH 中。

表 2 基于 COI 序列的棘冠海星 6 个地理群体的遗传多样性指数

地理群体	N	H	h	EH	π	k
DD	14	5	0.824(0.00436)	5.681818	0.00272	1.69231
HG	14	4	0.736(0.00559)	3.787879	0.00224	1.396
LH	15	4	0.638(0.00867)	2.762431	0.00119	0.743
LHT	7	2	0.286(0.03856)	1.40056	0.00138	0.857
YZ	15	5	0.81(0.00347)	5.263158	0.00245	1.524
YY	16	4	0.525(0.0187)	2.105263	0.00169	1.05

Tab. 2 Genetic diversity indices of COI for six graphical populations of *Acanthaster planci*

COI 序列的单倍型网络关系图分析结果见图 2。6 个地理群体占有 11 个单倍型，其中单倍型 H6 是棘冠海星为南中国海海域最常见的单倍型，存在于 4 个地理群体；单倍型 H3 是棘冠海星在西北南中国海海域交互性最高的倍型，和包括 H7 在内的 10 个倍型有 1 到 3 个碱基位点的差异，存在于 3 个地理群体（DD、HG 和 LH）。其余 9 个单倍型为单一群体的特有倍型。地理群体 YZ 单倍型数目最多（6 个），其中 5 个为特有单倍型。

图2 基于 COI 序列的 6 个棘冠海星群体的单倍型网络图

图中灰色点表示“未采样或灭绝的单倍型”。

Fig. 2 Network of COI haplotypes in six graphical populations of *Acanthaster planci*

2.2 基于 COI 基因的棘冠海星距离隔离与分群分析

我们对南中国海棘冠海星做血缘同源分析，以地理群体两两间的遗传分化系数 F_{ST} 和地理距离为 y 轴和 x 轴绘制散点图，见图 3。可以看出地理群体 YZ-地理群体 LH 和地理群体 LHT-地理群体 DD 之间 F_{ST} 介于-0.00394 和 0.40513 之间。线性回归结果显示，基于控制区 COI 序列的西北南中国棘冠海星群体之间的遗传分化和遗传距离之间存在较弱的正相关关系 (R^2=0.2932)，说明存出地理距离以外因素（如海流、造礁珊瑚种类与分布）影响遗传分化。

图3 基于 COI 序列的棘冠海星的 IBD 分析结果

图中虚线表示遗传分化系数 F_{ST} 和地理距离的拟合直线。

Fig. 3 BID analysis based on COI sequences of *Acanthaster planci*

STRUCTURE 软件对 6 个地理群体的分组研究表明，6 个地理群体可以分为 2 个或 4 个祖先群体（F_{ST2} = 0.8885, F_{ST4} = 0.8244，图4）。分群结构图可以看出 6 个棘冠海星群体分为 2 个祖先群体时，两个祖先群体间基因差异明显，且来自 2 个祖先群体的棘冠海星个体在 6 个地理群体均存在，同一地理群体的个体会来自不同祖先群体，如 K=2（图4-A）的分群中的红色群体由来自地理群体 LH、LHT、YY 和 YZ 的个体组成，而 K=4（图4-B）的分群中蓝色群体的个体主要为来自地理群体 LH 和 YZ，这和单倍型分析得到的结果一致（图 2），以上结果表明西北南中国海棘冠海星可能来自 2 或 4 个不同的祖先群体，且地理群体之间存在基因流动。

图4 基于 COI 基因 SNP 位点的分群结构图

A 图展示假定分群数为 2 个(K=2)时棘冠海星的分群结构，B 图展示假定分群数为 4 个(K=4)时棘冠海星的分群结构。A 图和 B 图的纵坐标表示百分比，横坐标为来自 6 个地理群体的 81 个体，其中 DD，东岛；HG，华光礁；LH，浪花礁；LHT，鹿回头；YY，银屿；YZ，玉琢礁。

Fig. 4 Cluster prediction plot and cluster structure plots based on the SNP sites of COI sequences of *Acanthaster planci*

6 个群体的中性检验的结果见表 3，地理群体 DD、LH、YZ、YY 的 Fu' *Fs* 和地理群体 DD、LH、YZ 的 Tajima's *D* 值为负，且 Fu' *Fs* 和 Tajima's *D* 值无显著差异，这和 CHEN 等报道的南中国海地理群体 PS、JQ、SH 中的现象相同(CHEN et al, 2021)。

表 3 基于 COI 序列的 6 个地理群体中性检验的 Fu' *Fs* 和 Tajima's *D* 值

地理群体	Fu' *Fs*	P	Tajima's *D*	P
DD	-0.3357	0.4140	0.2644	0.6230
HG	0.3216	0.5600	0.3609	0.67400
LH	-0.9861	0.1110	-0.5796	0.2910
LHT	1.5141	0.7100	-1.3584	0.0810
YZ	-0.4765	0.3310	-0.6099	0.3010
YY	-0.151	0.4060	-0.4035	0.3660

Table 3 Result of neutral tests of Fu' Fs and Tajima's D for six geographic populations of *Acanthaster planci* based on COI sequence

核苷酸不配对分析结果显示地理群体 DD、LH、YZ、YY 呈现单峰（图 5），表明这四个地理群体发生了种群扩张。地理群体 HG 的 Fu' *Fs* □和 Tajima's *D* 值为正，较大的 Tajima's *D* 值支持地理群体中存在较强的自然选择(TAJIMA, 1989)594，核苷酸不配对分布分析显示多峰，表明地理群体 HG 形成时间较长，受自然选择的效应明显，且在近年来未出现扩张现象(PENG et al, 2017)。地理群体 DD 和 HG 的 Tajima's *D* □介于 0 到 0.5，说明地理群体中存在自然选择的作用点，自然选择增加了遗传变异(TAJIMA, 1989)594。

图 5 基于 COI 序列的棘冠海星地理群体的核苷酸不配对分布，柱状图为观察值，虚线为估计值。
其中 DD，东岛；HG，华光礁；LH，浪花礁；LHT，鹿回头；YY，银屿；YZ，玉琢礁。
Fig 5 The observed pairwise difference (Bar chart), and simulated pairwise difference (Dotted line) in each geographic population based on COI sequence of Acanthaster planci.

2.3 棘冠海星 COI 基因 AMOVA 分析

6 个组群以地理群体为依据并进行 AMOVA 分析表现出组群内的变异贡献率为 85.97% (F_{ST} = 0.14029, P = 0.00098*)，结合单倍型分析和 Structure 分析的结果，划分 6 个地理群体为两个组群：地理群体 LH 和 YZ、地理群体 YY、DD、HG、LHT，AMOVA 分析结果见表 4。AMOVA 分析在组内群体间(F_{SC} = 0.40225，P<0.001)和群体内(F_{ST} = 0.39538，P<0.001)均存在显著的遗传分化，组群间的变异贡献率为-1.149%(F_{CT} = -0.01149)。

表 4 基于 COI 序列的棘冠海星的 AMOVA 分析结果
显著 P 值标注“*”

变异来源	自由度 *d.f.*	变异贡献率 /%	*F* statistic	*P*
组群间	1	-1.149	F_{CT} = -0.01149	0.38025
组内群体间	4	40.687	F_{SC} = 0.40225	0.0000*
群体内	75	60.462	F_{ST} = 0.39538	0.0000*

Tab. 4 Result of neutral tests of Fu' *Fs* and Tajima's *D* for six geographic populations of

2.4 棘冠海星/CoReg 序列的遗传多样性分析

81 个个体的棘冠海星 CoReg 序列的遗传多样性分析见表 6，结果表明经序列清洗和比对的棘冠海星控制区 CoReg 序列片段长度为 583bp，存在 53 个多态位点。不同地理群体 CoReg 序列单倍型多样性差异显著，且核苷酸多样性高。不同地理群体单倍型多样度(h)介于 0.286(0.03856) 和 0.846(0.00493) 之间，其中地理群体 DD 的单倍型多样度最高为 0.846(0.00493)，这与在 COI 序列单倍型多样一致，可能与地理群体 DD 的地理环境相关，处于群岛外侧没有其他岛礁的对海浪的阻隔和消耗，海洋能量较为充沛发育(苏纪兰, 2005)，有利于棘冠海星浮浪幼虫的沉降和迁移(CHEN et al, 2021; HENDERSON et al, 1971)。地理群体 LHT 单倍型多样度最低，与在 COI 序列中的结论一致，而且其有效单倍型数(EH)和观察单倍型一致。

不同地理群体核苷酸多样度（π）介于 0.00686 和 0.02365 之间，平均核苷酸两两差异数(k)介于 4 和 13.79 之间，最高的遗传分化在地理群体 YY 中，最低的遗传分化在地理群体 LHT 中，这与 COI 序列中的结论不同。

表 5 基于 CoReg 序列的棘冠海星 6 个地理群体的遗传多样性指数

	N	H	h	EH	π	k
DD	14	6	0.846(0.00493)	6.493506	0.01457	8.495
HG	14	3	0.692(0.00425)	3.246753	0.01137	6.626
LH	15	2	0.343(0.01634)	1.52207	0.00823	4.8
LHT	7	2	0.286(0.03856)	1.40056	0.00686	4
YZ	15	4	0.752(0.00315)	4.032258	0.02365	13.79
YY	16	4	0.725(0.00545)	3.636364	0.01585	9.242

Tab. 5 Genetic diversity indices of CoReg for six graphical populations of *Acanthaster planci*

不同地理群体控制区 CoReg 序列的单倍型分析结果见图 6。结果表明 6 个地理群体有 16 个单倍型。棘冠海星在西北南中国海海域没有明显的控制区 CoReg 的主要单倍型，单倍型类型分布在不同地理群体中。单倍型 H7 是棘冠海星在西北南中国海海域显控制区 CoReg 的交互性最高的倍型，仅存在于地理群体 HG 中，和单倍型 H9 和 H14 有 1 和 3 个碱基位点的差异。单倍型 H3、H5、H6、H8、H9、H10、H11 均存在于 2 个或以上的地理群体中。地理群体 DD 中单倍型最多（7 个），包含 5 个特有单倍型。

图 6 基于控制区 CoReg 的 6 个棘冠海星群体的单倍型网络图

灰色点表示"未采样或灭绝的单倍型"，单倍型之间的碱基差异大于等于 4 将以数字表示介于两个单倍型之间"未采样或灭绝"的单倍型个数

Fig. 6 Network of CoReg haplotypes in six graphical populations of *Acanthaster planci*.

2.5 棘冠海星 CoReg 基因的距离隔离与分群分析

西北南中国海棘冠海星控制区 CoReg 的遗传分化分析见图 7，分别以地理群体两两间的遗传分化系数 FST 和地理距离为 y 轴和 x 轴绘制散点图。图中可以看出 F_{ST}□介于 0.11198 和 0.78571 之间，分别在地理群体 YZ-地理群体 DD 和地理群体 LHT-地理群体 LH 中。线性回归结果显示，西北南中国棘冠海星群体之间的遗传分化和遗传距离之间为正相关关系 (R^2=0.5144)，说明存出地理距离以外因素影响遗传分化。

图7 基于控制区 CoReg 序列的棘冠海星的 IBD 分析结果

Fig. 7 IBD analysis based on CoReg sequences of *Acanthaster planci*.

STRUCTURE 软件对 6 个地理群体分组研究表明可分为 2 个或 3 祖先群体，见图 8。分群结构图可以看出 6 个棘冠海星群体分为 2 个祖先群体时，2 个祖先群体间遗传差异明显，且来自 2 个祖先群体的棘冠海星个体在 6 个地理群体均存在。K=2（图8-A,F_{ST2} = 0.5563）的分群中的黄色标记的祖先群体在地理群体 LH 中较多（86.66%），K=3（图8-B,F_{ST3}=0.6228）的分群中黄色群体中的个体存在于地理群体 LH 中，和单倍型分析结果一致（图 6），和基于 COI 基因 SNP 位点的分群结构预测结果一致（图 4）。

图8 基于控制区 CoReg 序列 SNP 位点的分群结构图

A 图展示假定分群数为 2 个(K=2)时棘冠海星的分群结构，B 图展示假定分群数为 3 个(K=3)时棘冠海星的分群结构。A 图和 B 图的纵坐标表示百分比，横坐标标为来自 6 个地理群体的 81 个体，其中 DD，东岛；HG，华光礁；LH，浪花礁；LHT，鹿回头；YY，银屿；YZ，玉琢礁。

Fig. 8 Cluster prediction plot and cluster structure plots based on the SNP sites of CoReg sequences of *Acanthaster planci*

2.6 西北南中国海棘冠海星迁移分析

西北南中国海棘冠海星基因流预测和单倍型分布分析见图 9。图中可以看出地理群体间基因流的模拟发现棘冠海星地理种群间存在不对称的基因流（图 9-A），其中西沙群岛岛礁之间均至少存在一个方向的每代迁移的有效个体(Nm) >50 的基因流动，且西沙群岛存在地理群体 YZ 和地理群体 LH 之间双向 Nm >100 的基因流动。西沙群岛内部的地理群体间以及西沙群岛地理群体和海南岛地理群体 LHT 之间的基因流方向主要为从南向北，而相反方向的基因流很小(Nm <50)。地理群体 YY、DD、HG 之间的基因流动较小（图 9-D,Nm <100），但存在一定水平的基因流动，支持在 IBD 分析给出的隔离模型（图 3，R^2=0.2932）。此外一条

明显的基因流动，从西沙群岛地理群体 LH、地理群体 YZ，向西北方向经地理群体 YY 流向海南岛地理群体 LHT（图9-A）。在西北南中国海海域，棘冠海星地理群体间基因流的方向主要从南向北。

棘冠海星 COI 序列和 CoReg 序列的单倍型同地理群体地理位置做映射（图 9-B、图9-C），图中可以发现棘冠海星单倍型的多样性存在从东南向西北逐渐减少的趋势。地理群体 YZ 中的 COI 序列多样性最高，占有 6 个单倍型，地理群体 HG、YY、LHT 均占有 1 个单倍型。单倍型 H6 的分布最为广泛（4 个地理群体，67%），单倍型 H1 和 H2 仅在地理群体 DD 中分布，单倍型 H4、H5 仅在地理群体 LH 中分布，单倍型 H7-H11 仅在地理群体 YZ 中分布（图9-B）。相比于 COI 序列单倍型，CoReg 序列单倍型的分布较为均匀（图 9-C），能够结合核苷酸多态性验证基于 COI 序列模拟的西沙群岛到地理群体 LHT 的基因流动情况。

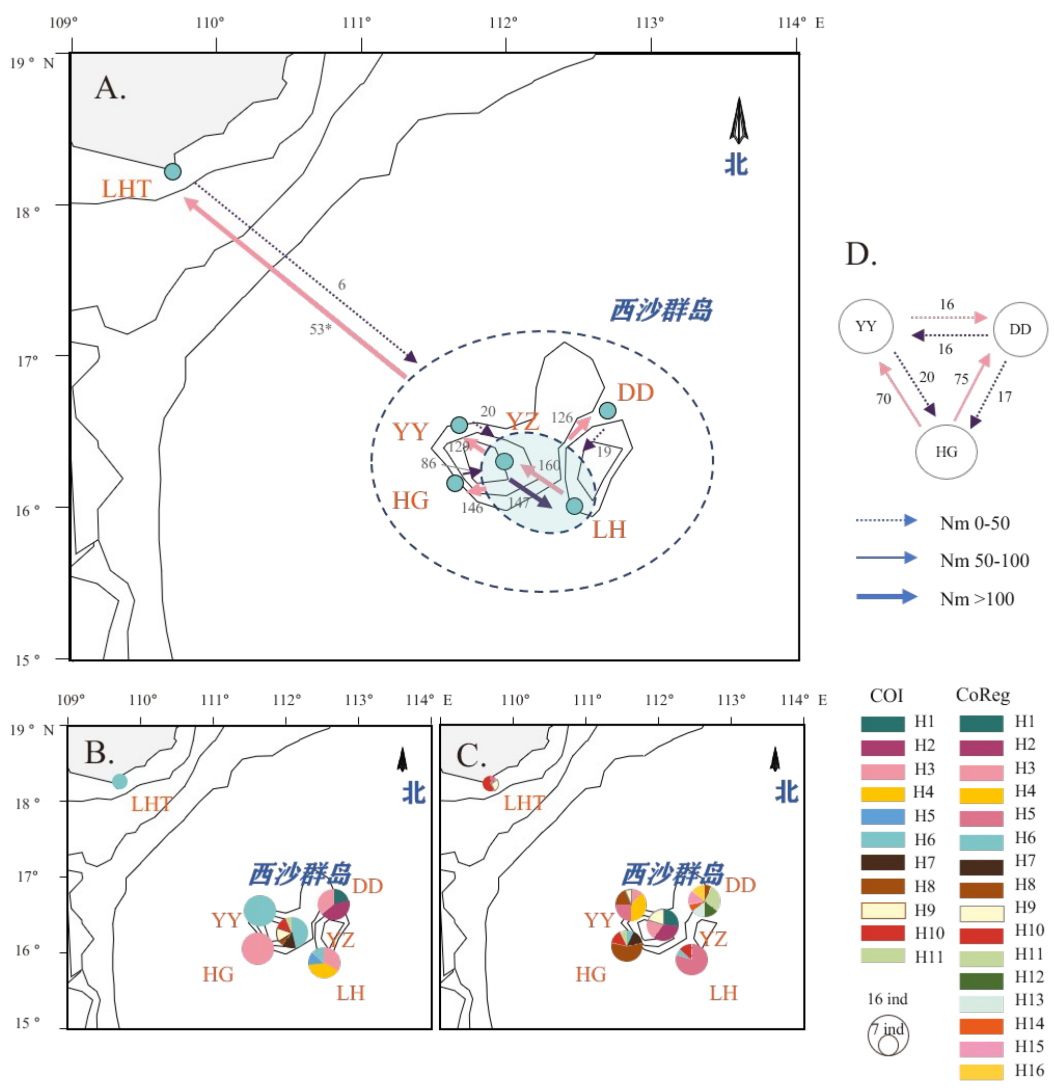


图 9 西北南中国海棘冠海星基因流预测和单倍型分布情况。

A.基于 COI 序列的西北南中国棘冠海星迁移状况预测图，基因流以 Nm 表征；B. COI 序列单倍型在西北南中国海的分布状况；C. CoReg 序列单倍型在西北南中国海的分布状况；D.地理群体 YY、DD 和 HG 间的基因流动情况。

西北南中国海棘冠海星种群间基因流在图 A 中以箭头方向和颜色表示流向，浅红色表示基因流自南向北，深紫色表示基因流自北向南，同时标注 Nm 值。地理群体 YY、DD 和 HG 间的基因流方向和程度在图 D 中表示。

*地理群体 LHT 到西沙群岛的 5 个地理群体之间的基因迁移状况差别较大，平均迁移 Nm 值为 53，和其他地理群体的 Nm 值介于 120（地理群体 LH）和 11（地理群体 DD），即存在西沙群岛的地理群体向地理群体 LHT 的 Nm 值大于 100 的基因流。

Fig.9 Estimated gene flow of *Acanthaster planci* in northwest South China Sea and the Geographical distribution of COI haplotypes.

3. 讨论

3.1 西北南中国海棘冠海星基因遗传多样性分析

分子工具经常被用作棘冠海星群体之间基因流动的间接测量(UTHICKE et al, 2015; DOLL et al, 2021; VOGLER et al, 2012)，DNA 序列标记可以帮助我们追踪棘冠海星的扩增路线和个体补充(BENZIE, 1992)，可以被用来量度棘冠海星地理种群的历史动态(VOGLER et al, 2013,

2008)，进而可以用来推断棘冠海星的种群数量、遗传多样性、遗传结构和迁移路线(CHEN et al, 2021)。

本研究棘冠海星地理群体 DD 的 COI 序列和 CoReg 序列均表现出较高的多态性，这可能和地理群体 DD 由于没有外侧岛礁对海浪的阻隔和消耗有关，海洋能量较为充沛发育(苏纪兰, 2005)，有利于带来棘冠海星浮浪幼虫沉降(FABRICIUS et al, 2010)，使地理群体 DD 能和其他地理群体进行基因交流，建立者效应(Founder Effect)明显(BENZIE, 1992)，从而表现出较高的遗传多样性。而临近地理群体 DD 的地理群体 LH 表现出较低的遗传多样性，推断地理群体 LH 发生了瓶颈效应(Bottleneck Effect)(BENZIE, 1992)。于西太平洋海棘冠海星的遗传分化相比(π= 0.02± 0.0127)(VOGLER et al, 2013)，西北南中国海棘冠海星的遗传分化程度较低，说明地理阻隔一定程度上限制了南中国海棘冠海星群体和其他海域的棘冠海星群体之间的基因交流。

单倍型网络关系分析中均显示地理群体间存在一定的基因交流和遗传分化，显示地理群体 HG 存在较为古老的单倍型(BANDELT et al, 1999)，可能存在西北南中国海海域内源自地理群体 HG 的种群扩张，经过引种构成当今棘冠海星的谱系地理格局(TIMMERS et al, 2012)。地理群体 LHT 群体内部的遗传差异较小，遗传分化程度较低，且在基因组 COI 和 CoReg 序列均观察到地理群体 LHT 和地理群体 YY、YZ 和 LH 共用倍型的现象，结合地理群体间的相对位置和种群的扩散特征，推测地理群体 LHT 的棘冠海星可能来源于地理群体 YZ 或 LH，经过地理群体 YY 的二次引种扩散而来(BENZIE, 1992)。

3.2 西北南中国海棘冠海星距离隔离分析

先前的研究表明，棘冠海星区系群体形成过程可能和海平面变化和洋流导致的大洋间的生物地理屏障相关(VOGLER et al, 2008; PILLANS et al, 1998)。种群的遗传结构并不总反映在个体的地理邻近程度上(PUBLISHING, 2005)2611，地理群体间也可能因存在群体间的基因流动，而忽略地理因素影响的遗传差异(PUBLISHING, 2005)2612，而非离散分布的种群也可能受未知的基因流动障碍的影响而具有遗传结构，进而形成组内差异(TAJIMA, 1989)591。

南中国海作为太平洋的西侧边缘海，表层洋流的流向和季风风向相关(HUANG et al, 2018)，整体流动模式较为多变。受季风引导的洋流和洋流推动的基因流的流动方向便相对混乱，距离隔离和基因流动可能发生，进一步影响南中国海棘冠海星的种群扩散程度和方向。

西北南中国海棘冠海星距离隔离分析表明棘冠海星种地理群间存在一定的距离隔离遗传模式，即较短的地理距离内的基因交流较少被阻隔，但较远距离内的遗传差异正相关于地理群落间的距离，说明地理因素是阻隔地理群体间基因交流的原因之一，相邻的地理群体之间也存在一定程度的基因交流，支持棘冠海星能通过浮浪幼虫随海流流动的方式进行基因交流的假设(YASUDA et al, 2009; TIMMERS et al, 2012; CHEN et al, 2021)。

3.3 西北南中国海棘冠海星分群分析

Tajima's *D*,Fu' *Fs* 和核苷酸不配对分布分析表明西北南中国海棘冠海星存在种群的扩张情况，与有关西太平洋的棘冠海星种群普遍存在种群扩张报道一致(VOGLER et al, 2013)。

本研究基于 COI 序列的 AMOVA 分析结果表明棘冠海星地理群体内部和组群间存在中等程度的遗传分化，遗传变异来自群体内部和组内群体间，这和 Chen 等人(2021)在南中国海棘冠海星的研究中报道一致(CHEN et al, 2021)，认为南中国海棘冠海星受到了不完全谱系分选(Incomplete Lineage Sorting)的影响(MADDISON et al, 2006)，以地理特征为依据划分的组群内部存在源自两个不同祖先群体的个体，表明棘冠海星在地理群体间存在由于浮浪幼虫等原因引起的基因流动或个体迁移。

本研究基于COI序列的核苷酸不配对分布结果显示，不同的地理群体间存在差异的种群扩张趋势。南中国海丰富的珊瑚资源和物种特征所产生的避难所效应，允许棘冠海星个体在相对稳定的环境中保存较高的多样性(ZHAO et al, 2017; SIH, 1987)，基于地理群体HG的Tajima's *D* 值分析观察到自然选择作用点支持存在扩散的观点。推测DD、LH、YZ、YY等4个地理群体曾发生过或正在发生种群扩张，种群形成时间较短，且可能存在环境因素引导的分群(TAJIMA, 1989)594,(PENG et al, 2017)。

研究表明基于COI序列和CoReg序列SNP位点的STRUCTURE分析结果（图4、图8）均支持西北南中国海棘冠海星可以被划分为2个组群：地理群体DD、LHT、YY、YZ和地理群体LH和HG，二者在地理位置上既通又阻隔(苏纪兰, 2005)，存在具备地理个体形成两个亚群的条件，可能因种群迁移发生了二次引种(BENZIE, 1992)，且受地理因素引导的自然选择使种群发生分化。

3.4　西北南中国海棘冠海星迁移分析

棘冠海星成体有限的扩散能力，是地理群体间存在遗传差异的前提(SPONAUGLE et al, 2002)，但浮浪幼虫随海流扩散是棘冠海星种群迁移的主要原因，迁移的程度和方向常常和幼虫扩散能力、近期海流状况和历史事件相关(HUANG et al, 2018)。和很多其他海洋生物一样，棘冠海星的浮浪幼虫期为9至42天(CABALLES et al, 2017)，浮浪幼虫能被海流裹挟并向周围海域扩散，个体扩散是地理群体间基因交流的前提。由于棘冠海星不是经济物种，即不存在人工养殖棘冠海星以增加棘冠海星数量的事件，可以认为浮浪幼虫随海流扩散是棘冠海星最主要的基因交流的方式(HENDERSON et al, 1971; TIMMERS et al, 2012)。

本研究中国南海棘冠海星迁移分析分析结果支持存在一条自西沙群岛南部向北的种群扩张路径，迁移过程和西边界流在南中国海的流动(苏纪兰, 2005)方向，以及南中国海造礁珊瑚基因流(HUANG et al, 2018)方向基本一致(Nm >100)。预测种群扩张的源头是地理群体LH和YZ，地理群体LH、YZ和地理群体HG之间存在较强的基因流动(Nm >100)，并不和单倍型分析结果相矛盾，但可能存在群体扩张和扩散的先后顺序。南中国海棘冠海星种群的扩张可能与末次盛冰期(Last Glacial Maximum)后海平面上升导致的珊瑚种群扩张密切相关(HUANG et al, 2018; VORIS, 2000)，气候变暖导致的珊瑚礁生境的北移，对珊瑚礁的摄食偏好引导棘冠海星种群发生迁移(KAYAL et al, 2012)，或迁移过程中进行完成栖息地选择(YU et al, 2019)。

4　结论

南中国海为海洋浮游生物迁移状况的研究提供实验场所，棘冠海星的扩张也是南中国海珊瑚礁生态系统退化的原因之一。

1. 本文主要基于COI和CoCeg序列作为分子标记，分析了棘冠海星地理群体在西北南中国海的差异化的遗传多样性状况，描述了棘冠海星地理群体的遗传结构。

2. 本文基于IBD分析，AMOVA分析和基因流的结果，观察到西北南中国海棘冠海星地理群体间较大的基因联通。

3. 本文揭示了一条北向棘冠海星种群扩散路线(Nm >100)，发源于浪花礁和玉琢礁，向北经银屿到达海南岛的鹿回头。

参考文献 References

李长青, 夏利栋, 沈贝祺, 等, 2023. 海南三亚珊瑚礁国家级自然保护区珊瑚群落近年的动态变化[J]. 海南热带海洋学院学报, 29(5): 61-72.
Li Cangqing, Xia Lidong, Shen Beiqi et al, 2023. Dynamic Changes of Coral Community in Sanya Coral Reef National Nature Reserve in Recent years[J]. Journal of Hainan Tropical Ocean University, 29(5): 61-72. (In Chinese with English abstract).
苏纪兰, 2005. 南海环流动力机制研究综述[J]. 海洋学报（中文版）(06): 3-10.
Su Jilan, 2005. Overview of the South China Sea circulation and its dynamics[J]. Haiyang Xuebao (Chinese), (06): 3-10. (In Chinese with English abstract).
姚秋翠;余克服;廖芝衡, 等, 2022. 棘冠海星暴发及其对珊瑚礁的生态影响研究进展[J]. 生态学报, 42(18): 7517-7528.
Yao Q C, Yu K F, Liao Z H et al, 2022, A review of research on crown-of-thorns starfish and their ecological effects on coral reefs. Acta Ecologica Sinica, 42(18): 7517-7528. (In Chinese with English abstract).
BANDELT H J, FORSTER P, RÖHL A, 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. [J]. Molecular biology and evolution, 16(1): 37-48.
BEERLI P, PALCZEWSKI M, 2010. Unified Framework to Evaluate Panmixia and Migration Direction Among Multiple Sampling Locations[J]. Genetics, 185(1): 313-326.
BENZIE J A H, 1992. Review of the genetics, dispersal, and recruitment of crown-of-thorns starfish (*Acanthaster planci*) [J]. Marine and Freshwater Research, 43(3): 597-610.
BENZIE J A H, 1999. MAJOR GENETIC DIFFERENCES BETWEEN CROWN-OF-THORNS STARFISH (*ACANTHASTER PLANCI*) POPULATIONS IN THE INDIAN AND PACIFIC OCEANS[J]. Evolution, 53(6): 1782-1795.
BENZIE J A H, STODDART J A, 1992. Genetic structure of crown-of-thorns starfish (*Acanthaster planci*) in Australia[J]. Marine Biology, 112(4): 631-639.
BOHONAK A J, 2002. IBD (Isolation by Distance): A Program for Analyses of Isolation by Distance[J]. Journal of Heredity, 93(2): 153-154.
BUZNIKOV G A, MALCHENKO L A, DELONE G V et al, 1987. The Embryos Obtained from the Karyoplasts of Starfish Oocytes: Their Development and Sensitivity to Cytostatic Neurotransmitter Antagonists[J]. Development, Growth & Differentiation, 29(3): 205-210.
CABALLES C F, PRATCHETT M S, 2017. Reproductive biology and early life history of the crown-of-thorns starfish[C].
CHEN B, YU K, YAO Q et al, 2021. Insights Into the Environmental Impact on Genetic Structure and Larval Dispersal of Crown-of-Thorns Starfish in the South China Sea[J]. Frontiers in Marine Science, 8.
DOLL P C, MESSMER V, UTHICKE S et al, 2021. DNA-Based Detection and Patterns of Larval Settlement of the Corallivorous Crown-of-Thorns Sea Star (*Acanthaster sp.*) [J]. The Biological Bulletin, 241: 271-285.
EXCOFFIER L, SMOUSE P E, QUATTRO J M, 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. [J]. Genetics, 131(2): 479-491.
FABRICIUS K E, OKAJI K, DE'ATH G, 2010. Three lines of evidence to link

outbreaks of the crown-of-thorns seastar *Acanthaster planci* to the release of larval food limitation[J]. Coral Reefs, 29(3): 593-605.

FU Y X, 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection[J]. Genetics, 147(2): 915-925.

GÉRARD K, ROBY C, CHEVALIER N et al, 2008. Assessment of three mitochondrial loci variability for the crown-of-thorns starfish: A first insight into *Acanthaster* phylogeography[J]. Comptes Rendus Biologies, 331(2): 137-143.

GUPTA A K, BHARDWAJ A, SUPRIYA et al, 2013. Mitochondrial DNA- a Tool for Phylogenetic and Biodiversity Search in Equines[J]. Journal of Biodiversity & Endangered Species, 2015: 1-8.

HENDERSON J A, LUCAS J S, 1971. Larval Development and Metamorphosis of *Acanthaster planci* (Asteroidea)[J]. Nature, 232(5313): 655-657.

HUANG W, LI M, YU K et al, 2018. Genetic diversity and large-scale connectivity of the scleractinian coral Porites lutea in the South China Sea[J]. Coral Reefs, 37(4): 1259-1271.

KAYAL M, VERCELLONI J, LISON DE LOMA T et al, 2012. Predator Crown-of-Thorns Starfish (*Acanthaster planci*) Outbreak, Mass Mortality of Corals, and Cascading Effects on Reef Fish and Benthic Communities[J]. PLOS ONE, 7(10): e47363.

LAXTON J H, 1974. Aspects of the ecology of the coral-eating starfish *Acanthaster planci*[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 6(1): 19-45.

MADDISON W P, KNOWLES L L, 2006. Inferring Phylogeny Despite Incomplete Lineage Sorting[J]. Systematic Biology, 55(1): 21-30.

NASH W J, GODDARD M, LUCAS J S, 1988. Population genetic studies of the crown-of-thorns starfish, *Acanthaster planci* (L.), in the Great Barrier Reef region[J]. Coral Reefs, 7(1): 11-18.

PENG J, HE Z P, ZHANG S et al, 2017. Phylogeography of *Angiostrongylus cantonensis* (Nematoda: Angiostrongylidae) in southern China and some surrounding areas[J]. PLoS Neglected Tropical Diseases, 11(8): 1-18.

PILLANS B J, CHAPPELL J M A, NAISH T R, 1998. A review of the Milankovitch climatic beat: template for Plio-Pleistocene sea-level changes and sequence stratigraphy[J]. Sedimentary Geology, 122: 5-21.

PRATCHETT M S, SCHENK T J, BAINE M et al, 2009. Selective coral mortality associated with outbreaks of *Acanthaster planci* L. in Bootless Bay, Papua New Guinea[J]. Marine Environmental Research, 67(4): 230-236.

PUBLISHING B, 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study[J]. 2611-2620.

ROZAS J, FERRER-MATA A, SÁNCHEZ-DELBARRIO J C et al, 2017. DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Data Sets[J]. Molecular Biology and Evolution, 34(12): 3299-3302.

SCHLITZER R, 2015. Data analysis and visualization with Ocean Data View[J]. CMOS Bulletin SCMO, 43(1): 9-13.

SIH A, 1987. Prey refuges and predator-prey stability[J]. Theoretical Population Biology, 31(1): 1-12.

SPONAUGLE S, COWEN R K, SHANKS A L et al, 2002. Predicting self-recruitment in marine populations: biophysical correlates and mechanisms[J]. Bulletin of Marine Science, 70: 341-375.

TAJIMA F, 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism[J]. Genetics, 123(3): 585-595.

TIMMERS M A, ANDREWS K R, BIRD C E et al, 2011. Widespread Dispersal

of the Crown-of-Thorns Sea Star, *Acanthaster planci*, across the Hawaiian Archipelago and Johnston Atoll[J]. Journal of Marine Biology, 2011: 934269.

TIMMERS M A, BIRD C E, SKILLINGS D J et al, 2012. There's no place like home: crown-of-thorns outbreaks in the central pacific are regionally derived and independent events. [J]. PloS one, 7(2): e31159.

TKACHENKO K S, HOANG D T, 2022. Concurrent effect of crown-of-thorns starfish outbreak and thermal anomaly of 2020 on coral reef communities of the Spratly Islands (South China Sea) [J]. Marine Ecology, 43(4): e12717.

TOPARSLAN E, KARABAG K, BILGE U, 2020. A workflow with R: Phylogenetic analyses and visualizations using mitochondrial cytochrome b gene sequences[J]. PLOS ONE, 15(12): e0243927.

TUSSO S, MORCINEK K, VOGLER C et al, 2015. Putative long distance gene flow of the Crown-of-Thorns Starfish in the Pacific Ocean[M]. PeerJ Preprints.

TUSSO S, MORCINEK K, VOGLER C et al, 2016. Genetic structure of the crown-of-thorns seastar in the Pacific Ocean, with focus on Guam[J]. PeerJ, 2016(5): 1-22.

UTHICKE S, DOYLE J, DUGGAN S et al, 2015. Outbreak of coral-eating Crown-of-Thorns creates continuous cloud of larvae over 320 km of the Great Barrier Reef[J]. Scientific Reports, 5(1): 16885.

UTHICKE S, PRATCHETT M S, MESSMER V et al, 2021. Limited genetic signal from potential cloning and selfing within wild populations of coral-eating crown-of-thorns seastars (*Acanthaster cf.* Solaris) [J]. Coral Reefs, 40(1): 131-138.

VOGLER C, BENZIE J A H, TENGGARDJAJA K et al, 2013. Phylogeography of the crown-of-thorns starfish: genetic structure within the Pacific species[J]. Coral Reefs, 32(2): 515-525.

VOGLER C, BENZIE J, BARBER P H et al, 2012. Phylogeography of the crown-of-thorns starfish in the Indian Ocean. [J]. PloS one, 7(8): e43499.

VOGLER C, BENZIE J, LESSIOS H et al, 2008. A threat to coral reefs multiplied? Four species of crown-of-thorns starfish[J]. Biology letters, 4(6): 696-699.

VORIS H K, 2000. Maps of Pleistocene Sea levels in Southeast Asia: shorelines, river systems and time durations[J]. Journal of Biogeography, 27(5): 1153-1167.

WHITLOCK M C, MCCAULEY D E, 1999. Indirect measures of gene flow and migration: FST≠1/(4Nm+1)[J]. Heredity, 82(2): 117-125.

WU Z, LI Y, LIANG J et al, 2019. Analysis on the outbreak period and cause of *Acanthaster planci* in Xisha Islands in recent 15 years[J]. Chinese Science Bulletin.

YASUDA N, NAGAI S, HAMAGUCHI M et al, 2009. Gene flow of *Acanthaster planci* (L.) in relation to ocean currents revealed by microsatellite analysis. [J]. Molecular ecology, 18(8): 1574-1590.

YASUDA N, TAQUET C, NAGAI S et al, 2015. Genetic connectivity of the coral-eating sea star *Acanthaster planci* during the severe outbreak of 2006-2009 in the Society Islands, French Polynesia[J]. Marine Ecology, 36(3): 668-678.

YU W, WANG W, YU K et al, 2019. Rapid decline of a relatively high latitude coral assemblage at Weizhou Island, northern South China Sea[J]. Biodiversity and Conservation, 28(14): 3925-3949.

ZHAO M, YU K, SHI Q et al, 2017. Comparison of coral diversity between big and small atolls: a case study of Yongle atoll and Lingyang reef, Xisha Islands, central of South China Sea[J]. Biodiversity and Conservation, 26(5): 1143-1159.

附表 1 西北南中国海棘冠海星采样信息表

名称	缩写	经度	纬度	采样时间	采样数目
鹿回头	LHT	109.48	18.22	2022/3/18	7
玉琢礁	YZ	112.02	16.34	2022/6/8	15
银屿	YY	111.71	16.58	2022/6/11	16
华光礁	HG	111.68	16.20	2022/6/17	14
浪花礁	LH	112.50	16.05	2022/6/21	15
东岛	DD	112.74	16.67	2022/8/15	14